

1 december 1980

31<sup>e</sup> Heterosiscursus 1980/'81

## CONCURRENTIE TUSSEN EENJARIGE SOORTEN

C.J.T. Spitters, Vakgroep Theoretische Teeltkunde, Landbouwhogeschool, Wageningen.

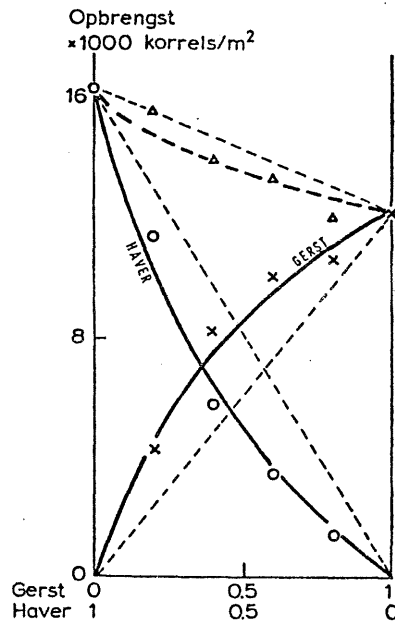
### Inleiding

Soorten die gemengd op een veld staan concurreren met elkaar om de in beperkte mate aanwezige groeifactoren als licht, water, N en mineralen. Door de concurrentie belemmeren ze elkaar in hun groei. Bij concurrentie om licht is het de onderlinge beschaduwing die de groei van planten in een populatie remt.

Concurrentie tussen verschillende soorten speelt in de akkerbouw bij de gemengde teelt van twee of meer gewassen en bij de invloed van onkruiden op gewassen. We zullen achtereenvolgens bekijken hoe je een mengteelt-experiment opzet, welk criterium weergeeft of van een mengsel een meer-opbrengst is te verwachten en in welke situaties mengteelt wordt toegepast. Vervolgens wordt een model gegeven dat inzicht geeft in de factoren die de concurrentiepositie van een soort in een mengsel bepalen. Dit model wordt geïllustreerd met een voorbeeld van concurrentie tussen een gewas en onkruiden.

### Mengteelt

*Vervangingsreeks* Gemengde teelt van twee soorten kan het best worden onderzocht in een experiment dat volgens het vervangingsprincipe is opgezet. We kiezen mengteelt van haver en gerst als voorbeeld. We leggen een aantal proefveldjes aan. In het eerste veldje zaaien we alleen haver zodat dit een monocultuur van haver levert. In het tweede veldje wordt een deel van de haverzaden vervangen door gerstzaden, hetgeen een mengsel oplevert. Deze vervanging zetten we in de volgende veldjes voort zodat in het laatste veldje alle haver door gerst is vervangen en een monocultuur van gerst is ontstaan (fig. 1). Het totaal aantal zaden per m<sup>2</sup> is op alle veldjes even groot.



Figuur 1. Vervangingsdiagram met de opbrengsten van haver en gerst uitgezet tegen hun frequentie in het zaai-zaad.

De resultaten van een dergelijke 'vervangingsreeks' worden uitgezet in een 'vervangingsdiagram' waarvoor ieder soort de opbrengst per eenheid oppervlakte uitgezet wordt tegen zijn aandeel in het zaai-zaad (fig. 1). De opbrengst van een soort neemt lineair toe met zijn frequentie in het zaai-zaad indien de planten elkaar niet beïnvloeden of als de soorten even sterke concurrenten zijn. De curven in fig. 1 wijken echter van rechte lijnen af. Gerst vertoont een bolle curve, d.w.z. gerst levert in mengsel een hogere opbrengst dan verwacht zou worden als beide soorten even concurrentiekrachtig waren. Gerst is dus een sterke concurrent. Aan de andere kant vertoont haver een holle curve en is dus een zwakke concurrent.

*RYT-waarde* Waaruit leiden we af of mengteelt perspectieven biedt? Er is een beperkte hoeveelheid van de groeifactoren licht, water, N en mineralen beschikbaar voor de planten. In monocultuur heeft iedere soort een monopoliepositie. De soort die de beschikbare groeifactoren het meest efficiënt aanwendt voor de produktie van economisch waardevolle delen, die levert de hoogste opbrengst in monocultuur. In fig. 1 is dit haver. In mengsel wordt de beschikbare voorraad groeifactoren tussen de soorten verdeeld. De mengselopbrengst van een soort uitgedrukt relatief t.o.v. zijn monocultuuropbrengst geeft het deel van de voorraad weer dat die soort zich heeft toegeëigend.

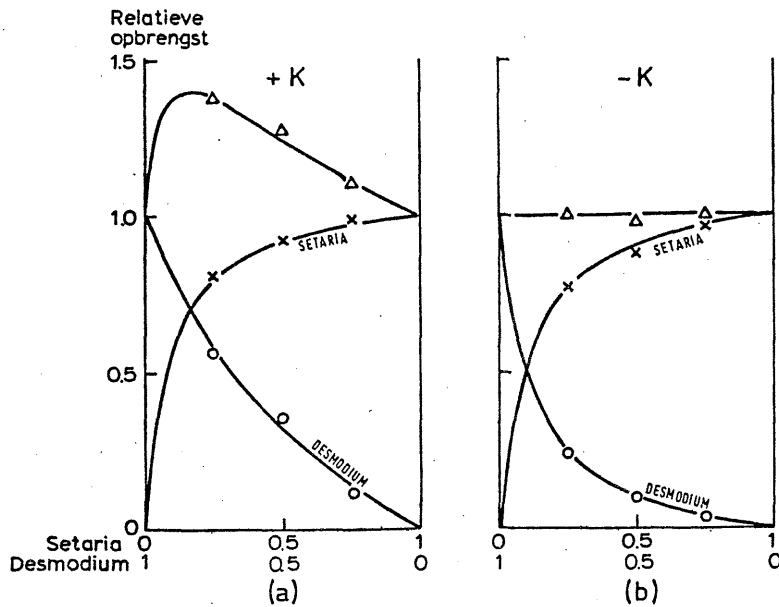
In fig. 1 is bij een  $\frac{1}{2} : \frac{1}{2}$  mengsel deze relatieve opbrengst voor gerst 0,70 en voor haver 0,30. Gerst heeft in het  $\frac{1}{2} : \frac{1}{2}$  mengsel dus 70% van de 'ruimte' in beslag genomen en haver 30%, hetgeen de sterkere concurrentiepositie van gerst t.o.v. haver weergeeft.

De som van de relatieve opbrengsten, het 'relative yield total',  $RYT = 0,70 + 0,30 = 1,00$ . Indien  $RYT = 1$  dan putten de beide soorten uit dezelfde 'pool' van groeifactoren. De hoogste opbrengst wordt dan geleverd door de soort die de beschikbare groeifactoren het meest efficiënt aanwendt. De efficiëntie van een mengsel ligt dan altijd tussen die van beide monocultures in en daarmee ook de opbrengst. Mengteelt levert in dat geval geen meeropbrengst. Dit zien we ook in fig. 1 waar de hoogste opbrengst verkregen wordt met een monocultuur van haver.

Alleen als  $RYT > 1$  zijn er perspectieven voor mengteelt. Dan concurreren de soorten slechts ten dele om dezelfde pool van groeifactoren. Voorbeelden hiervan zijn mengsels van een legumineus met een niet-legumineus en mengsels van soorten die een ongelijke groeiperiode hebben.

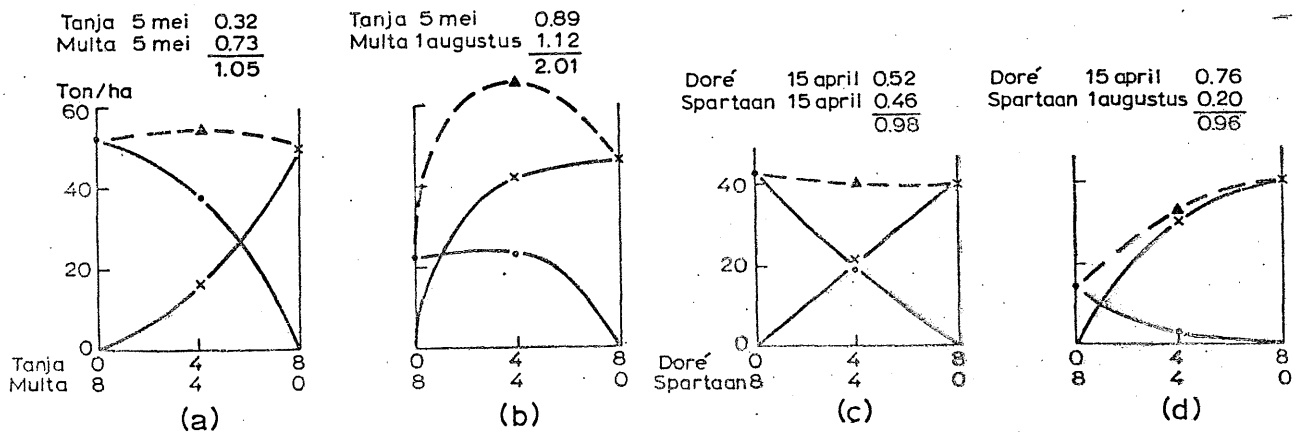
*Mengsels met leguminosen* Mengsels van leguminosen met niet-leguminosen vinden we in de tropen in de vorm van mengsels van peulvruchten als soja, aardnoot of een bonensoort met een graangewas als mais, sorghum of gierst. Ook in onze streken treffen we dit type mengsels aan en wel bij de weidemengsels bestaande uit grassen en vlinderbloemigen.

De leguminosen, waartoe de vlinderbloemigen behoren, leven in symbiose met de bacterie *Rhizobium* die in staat is  $N_2$  uit de lucht te binden en in voor de plant bruikbare N-verbindingen om te zetten. Onder N-arme omstandigheden wordt de groei van het gras beperkt door de hoeveelheid N die dat gras uit de bodem opneemt. De vlinderbloemige is dankzij de *Rhizobium* verzekert van voldoende N. zodat zijn opbrengst wordt beperkt door andere factoren. Door dit verschil in behoefte tussen de soorten wordt in mengsel het milieu efficiënter geëxploiteerd, hetgeen resulteert in  $RYT > 1$  (fig 2a). Een gras en een vlinderbloemige lopen in mengsel elkaar minder in de weg dan dat zij zichzelf in de monocultures in de weg lopen. In meerjarige mengsels en vooral na maaien komt daar nog bij dat de door *Rhizobium* gefixeerde  $N_2$ , na afbraak van afgestorven delen van de vlinderbloemige, deels ten goede komt aan het gras.



Figuur 2. Relatieve opbrengsten en hun totaal (RYT) voor de tropische vlinderbloemige *Desmodium intortum* en het gras *Setaria anceps* onder N-arme omstandigheden in een milieu rijk aan K (a) en arm aan K (b).

Echter indien het gras door een andere faktor dan N wordt beperkt gaat het mengselvoordeel niet op. In fig. 2b beperkt K de groei van de twee soorten zodat beide concurreren om dezelfde K-voorraad en RYT=1. Weinig perspectieven zijn er ook bij het hoge N-bemestingsnivo dat regel is in de Nederlandse landbouw. In meerjarige mengsels verdwijnt dan bovendien de vlinderbloemige tengevolge van beschaduwing door het gras.



Figuur 3. Invloed van planttijd op de concurrentieverhoudingen tussen aardappelrassen bij een totale dichtheid van 8 planten/m<sup>2</sup>. In de hoofdjes wordt de rasnaam gevolgd door het planttijd en de relatieve opbrengst.

*Mengsels van soorten die verschillen in groeiperiode* Gemengd telen van soorten die verschillen in de tijd van hun maximale aanspraken op de groeifactoren verlengt de duur dat het milieu wordt geëxploiteerd. Dit is geïllustreerd in fig. 3 met twee aardappelrassen geteeld in monocultures en  $\frac{1}{2} : \frac{1}{2}$  mengsels. Het ras 'Tanja' werd gepoot op 5 mei en het ras 'Multa' op sommige veldjes op 5 mei en op andere veldjes op 1 augustus. Indien de rassen op hetzelfde tijdstip waren gepoot was de RYT  $\approx 1$ , hetgeen er op wijst dat de rassen om dezelfde groeifactoren concurreerden (fig. 3a). Indien 'Multa' op 1 augustus was gepoot toont het vervangingsdiagram twee bolle curven en RYT  $\approx 2$  (fig. 3b), hetgeen er op duidt dat in het mengsel de rassen elkaars aanwezigheid niet merkten. Dit is niet zo verwonderlijk omdat, op het tijdstip dat de laat-gepootte 'Multa' opkwam, 'Tanja' al volledig was afgestorven.

In een eerder jaar was een gelijksoortig experiment gedaan met de rassen 'Doré' en 'Spartaan'. Echter daar was RYT ongeveer gelijk aan één, ongeacht het poottijdstip van 'Spartaan' (fig. 3c en d). Dus de rassen concurreerden om dezelfde groeifactoren zelfs indien 'Spartaan' pas opkwam nadat 'Doré' was afgestorven. In dit experiment werd alleen voor de eerste pootdatum bemest. Blijkbaar had het vroege ras 'Doré' de voorraad van de beperkende voedingsstof vrijwel volledig uitgeput vóór het tijdstip dat het laat-gepote ras op het veld verscheen. Wijs geworden door deze ervaring is in de later uitgevoerde proef van fig. 3a en b, een extra bemesting gegeven vlak voor de pootdatum van het late ras. Dit illustreert dat mengteelt van soorten die verschillen in groeiperiode, alleen een opbrengstvoordeel levert als de beperkende groeifactor wordt nageleverd.

*Praktische aspecten* In de traditionele landbouw is risikospreiding vaak een belangrijker motief om gewassen gemengd te telen dan een eventueel opbrengstvoordeel van een mengsel. Bijvoorbeeld, in droge streken combineert een traditionele boer een droogte-gevoelige met een weinig droogte-gevoelige soort. Indien door droogte de teelt van de droogte-gevoelige soort mislukt heeft hij nog altijd de opbrengst van de weinig droogte-gevoelige soort. Mengteelt in de tropen wordt ook toegepast om een vollediger bodembedekking te verkrijgen i.v.m. beheersing van erosie.

In de traditionele landbouw zijn mengsels goed te managen dankzij de inzet van goedkope arbeid. Naarmate de landbouw zich ontwikkelt wordt dit steeds moeilijker, met name wanneer mechanisatie zijn intrede doet. Zo eist éénmalige, machinale oogst een uniform afrijpend gewas. Monocultures lenen

zich ook beter voor rationalisatie: men kan beter inspelen op de wensen van het gewas.

Wat bepaalt de concurrentiepositie van een soort?

*Groei-curven in monocultuur* Om een beter inzicht te verkrijgen in de factoren die de concurrentiepositie van een soort in mengsel bepalen zullen we de groei van planten in de tijd volgen. Uit de groeicurve van vrijstaande planten wordt de groeicurve van een plant in een gewas afgeleid. Daaruit zullen we het verloop van de groei van een soort in mengsel afleiden.

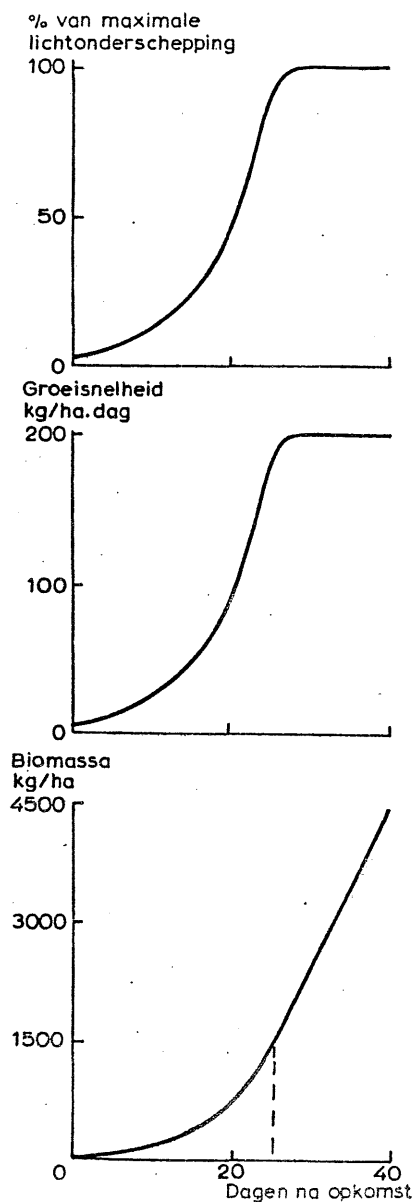
Een vrijstaande plant groeit aanvankelijk exponentieel omdat een konstant deel van de assimilaten wordt geïnvesteerd in nieuwe bladeren, d.w.z. in de uitbreiding van het assimilerend oppervlak. Exponentiële groei houdt in dat het plantgewicht met een konstant percentage per dag toeneemt. Op logaritmische schaal uitgezet ontstaat een lineaire groeicurve. Na verloop van tijd buigt deze curve af omdat in toenemende mate andere organen worden geproduceerd zoals stengels, bloeiwijzen en zaden (fig. 5).

De groeicurve van een plant in een gewas buigt al eerder van exponentieel af omdat in een gewas de planten elkaar gaan beconcurreren om de slechts in beperkte mate aanwezige groeifactoren. De concurrentie remt de planten in hun groei.

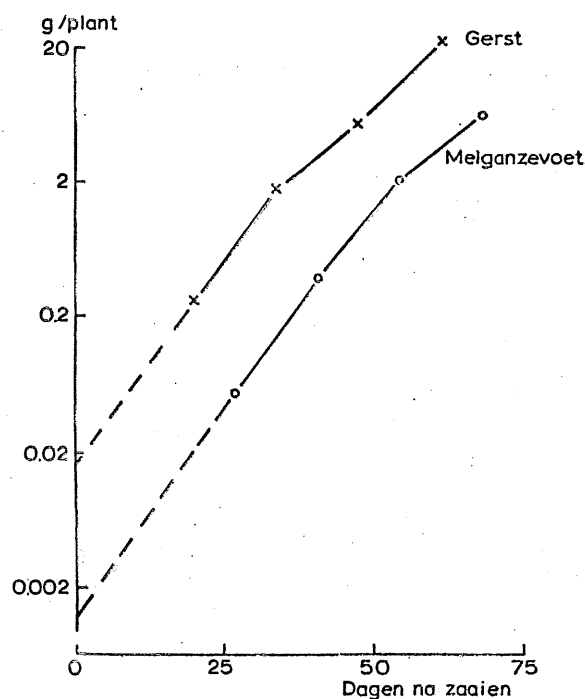
Laten we eerst uitgaan van de situatie waar een gewas goed voorzien wordt met water, N en mineralen. Dan is de groei van het gewas evenredig met de opgevangen hoeveelheid licht (zie hfd. B). De aanvankelijke exponentiële groei van de planten in het gewas houdt in dat de lichtonderschepping van het gewas exponentieel toeneemt totdat het gewas zich sluit. Vanaf dat tijdstip blijft de lichtonderschepping vrijwel maximaal (fig. 4 boven). Omdat de groei evenredig is met de opgevangen hoeveelheid licht, neemt de groeisnelheid aanvankelijk exponentieel toe en blijft vervolgens konstant (hfd. B) (fig. 4 midden). Het totaal gewicht neemt dan, na de exponentiële groei, lineair toe (fig. 4, onder).

*Verloop van de groei in mengsel* Voorgaande beschouwing kunnen we uitbreiden met een beschrijving van de concurrentie tussen twee soorten in mengsel. Als voorbeeld nemen we een potexperiment waar de invloed van het onkruid melganzevoet (*Chenopodium album*) op gerst is bestudeerd. De groei van vrijstaande planten is min of meer exponentieel (fig. 5). Tot het tijd-

stip dat het gewas zich sluit groeien planten in een dichte stand als vrijstaande planten. Daarna assimileert iedere soort overeenkomstig zijn aandeel in het bladerdek (fig. 6, boven). De groeisnelheid is dan konstant.

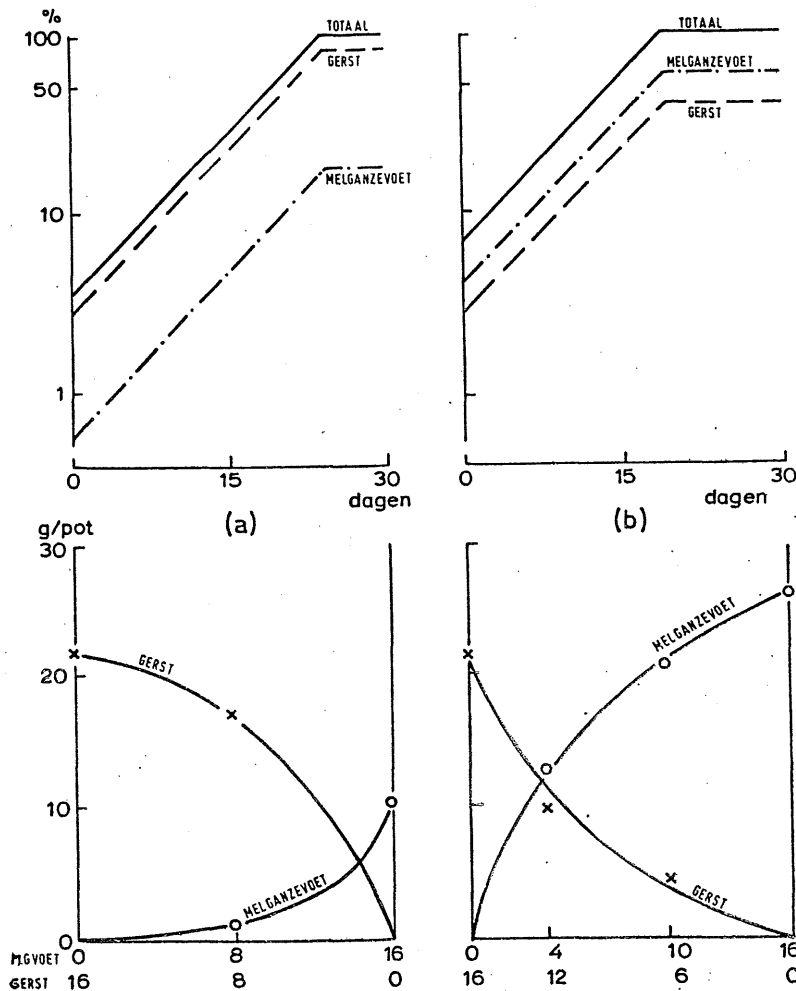


Figuur 4. Tijdsverloop voor de lichtonderschepping uitgedrukt in % van die van een gesloten gewas, voor de groeisnelheid en voor biomassa. Gegevens zijn representatief voor een laat gezaaid zomergraan.



Figuur 5. Drooggewichtstoename van vrijstaande planten van gerst en melganzevoet (logaritmische schaal).

In de concurrentieproef van fig. 6a werd melganzevoet 7 dagen eerder gezaaid dan gerst om het verschil in opkomsttijdstip in het veld na te bootsen. Niettegenstaande zijn later zaaitijdstip verwerft gerst een aanmerkelijk groter aandeel in het bladerdek dan melganzevoet zodat ook zijn groeisnelheid in de lineaire fase groter is. Dit geeft hem het concurrentievoordeel dat uit het vervangingsdiagram blijkt. Melganzevoet kunnen we



Figuur 6. Concurrentie tussen gerst en melganzevoet indien melganzevoet 7 dagen eerder (a) en 21 dagen eerder (b) dan gerst is gezaaid.  
 Boven: groeisnelheid van de soorten in het 1:1 mengsel, uitgedrukt in % van de maximale gewasgroeisnelheid (logaritmische schaal).  
 Onder: vervangingsdiagrammen na resp. 48 en 46 dagen na zaaien van gerst.

een groter aandeel in het bladerdek laten verwerven door hem nog vroeger te zaaien, d.w.z. door zijn groeicurve naar links te verschuiven. Indien 21 dagen eerder gezaaid dan gerst blijkt melganzevoet de sterkere concurrent (fig. 6b).

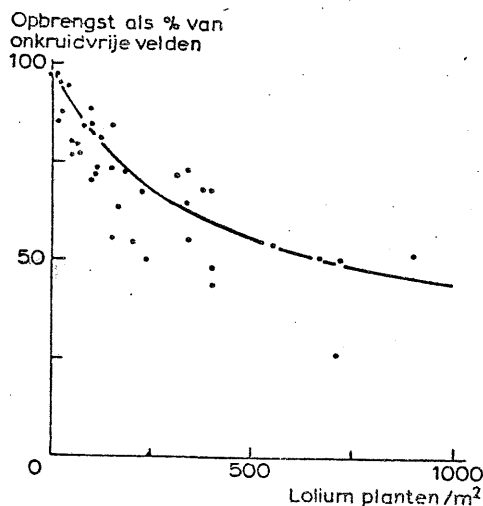
*Factoren die de concurrentiepositie bepalen* Uit fig. 6 leren we dat die soort de sterkste concurrent is die ten tijde dat de concurrentie aanvangt zich de beste positie heeft verworven. Bij concurrentie om licht betekent dit het grootste aandeel in het bladerdek ten tijde dat het gewas zich sluit. Door de groei op logaritmische schaal uit te zetten zien we dat bij eenzelfde groeisnelheid (gelijke helling van de curven) dit aandeel overeenkomt met de startpositie op tijdstip 0. Een goede startpositie wordt verkregen met een groot initieel gewicht per plant. Het gewicht van een



kiemplant van gerst is aanmerkelijk groter dan dat van een kiemplant van melganzevoet (fig. 5) dankzij een grotere zaadreserve. Het zaadgewicht van gerst is 40 mg en dat van melganzevoet is 0,8 mg.

De slechte startpositie van melganzevoet hebben we verbeterd door hem vroeger te zaaien zodat zijn gewicht ten tijde dat gerst opkomt groter is dankzij zijn vroegere start.

Het startgewicht van een soort per  $m^2$  is het produkt van het gewicht per kiemplant x het aantal kiemplanten per  $m^2$ . Hoe groter de onkruidichtheid des te sterker wordt de opbrengst van het gewas gereduceerd (fig. 7). Merk op dat in fig. 7 een 'additieve reeks' is weergegeven waar uitgegaan wordt van een bepaalde dichtheid van het gewas waaraan verschillende aantallen onkruidplanten worden toegevoegd. Additieve experimenten sluiten beter bij de praktijk van het onkruidprobleem aan terwijl vervangingsexperimenten meer zijn afgestemd op het mengteeltonderzoek.



Figuur 7. Invloed van het aantal planten van *Lolium rigidum* op de korrelopbrengst van tarwe op praktijkvelden in West-Australië bij een dichtheid van 150 tarweplanten/ $m^2$ .

In de concurrentiestrijd met gerst zou melganzevoet iets van zijn slechte start hebben kunnen goed maken als hij in de aanvangsfase sneller zou groeien dan gerst. Dit is echter niet het geval gezien de voor beide soorten gelijke relatieve groeisnelheid van  $0,14 \text{ dag}^{-1}$  (fig. 5).

De groeisnelheid van een soort in de lineaire fase werd, bij licht als groeibeperkende factor, evenredig gesteld met het aandeel van die soort in het bladerdek. Een lange soort zal echter meer licht onderscheppen dan op basis van zijn aandeel in het bladerdek verwacht wordt. De concurrentie-

posities blijven dan niet konstant, zoals in fig. 6, maar de lange soort verbetert zijn positie ten koste van de kortere soort. Deze herverdeling van de 'ruimte' is vooral bij meerjarige belangrijk (p. 61).

Samenvattend kan gesteld worden dat de concurrentiepositie van een éénjarige soort sterk bepaald wordt door zijn start: zaadgrootte, opkomsttijd en aantal planten waarmee die soort in het mengsel vertegenwoordigd is. Ook van belang is zijn relatieve groeisnelheid vroeg in het seizoen en, bij concurrentie om licht, zijn lengte.

### Literatuur

#### Overzichtsartikelen:

Donald, C.M., 1963. Competition among crop and pasture plants. *Adv. Agron.* 15: 1-118.

Trenbath, B.R., 1978. Plant interactions in mixed crop communities. In: R.I. Papendick et al. (eds): *Multiple cropping*. Am. Soc. Agron., Special Publ. 27: 129-169.

#### Analyse van vervangingsexperimenten:

de Wit, C.T., 1960. On competition. *Versl. landb. Ond.* 66(8), 82 pp.

#### Mengteelt:

Papendick, R.I., P.A. Sanchez & G.B. Triplett, 1978. *Multiple cropping*. Am. Soc. Agron., Special publ. 27.

Spitters, C.J.T., 1980. Competition effects within mixed stands. In: R.G. Hurd et al.: *Opportunities for increasing crop yields*. Pitman Publ., Boston. pp. 219-231.

#### Concurrentie met onkruiden:

Spitters, C.J.T. & J.P. van den Bergh, 1981. In: W. Holzner & M. Numata (eds): *Biology and ecology of weeds*. *Monographiae Biologicae*, Junk Publ., Den Haag.